亚慢振荡的生理与心理机制

荆秀娟[1] 王一峰[2]

[1] 西南财经大学天府学院 成都 610052

[2] 四川师范大学脑与心理科学研究院 成都 610066

摘要：亚慢振荡(infra-slow oscillation，ISO)是一种介于 0.01 至 0.1 Hz 之间的大脑节律。ISO 广泛存在于多个脑区，其与高频神经节律既有不同的活动模式，又通过跨频率耦合进行相互作用，是一种重要的脑功能活动。ISO 可能由丘脑、胶质细胞、离子动态活动所产生，调节大脑的总体兴奋性，进而影响认知活动的效率。ISO 的频率、波幅和相位均能调节认知活动的总体效率。未来研究需考察 ISO 多样的生理发生机制与多种认知活动的关系，探索心理活动与 ISO 相互作用的规律，推进对大脑节律理论的建构。

关键词：亚慢振荡；丘脑；胶质细胞；认知效率；离子；意识

分类号：B845.1

The physiological and psychological mechanisms of infra-slow oscillation

JING Xiujuan[1]； WANG Yifeng[2]

[1] Tianfu College, Southwestern University of Finance and Economics, Chengdu, 610052

2 Institute for Brain and Psychological Sciences, Sichuan Normal University, Chengdu, 610066

Abstract

Infra-slow oscillation (ISO) is a kind of brain rhythm between 0.01 and 0.1 Hz. ISO is widely distributed in multiple brain regions. As an important brain activity, the ISO interacts with high-frequency neural rhythm via cross-frequency coupling while has different activity patterns from high-frequency neural activity. ISO may be generated by the dynamic activity of thalamus, glia and ions, regulating the overall excitability of the brain and thereby affecting the efficiency of cognitive activities. The frequency, amplitude, and phase of ISO could all regulate the overall efficiency of cognitive activity. Future researches should investigate the relationship between various physiological mechanisms of ISO and diverse cognitive activities, and explore the rules of the interaction between ISO and mental activities, further promoting the construction of rhythmic theory

of brain function.

Keywords: infra-slow oscillation；thalamus；glia；cognitive efficiency

1 亚慢振荡概述

1957 年，Aladjalova (Aladjalova, 1957)首次采用颅内电极记录到兔子大脑中 0.01-0.1 Hz 的脑电节律，并将其命名为亚慢振荡(infra-slow oscillation，ISO)。然而，当时这一现象并未得到足够的重视。直到 20 世纪初静息态脑网络研究的兴起，ISO 才引起越来越多的关注。静息态脑网络主要通过血氧水平依赖(blood oxygen level dependent，BOLD)信号来测量，其频率范围与 ISO 相同且峰值在 0.02-0.03 Hz 左右(Biswal, Zerrin Yetkin, Haughton, & Hyde, 1995)。最近的研究建立了静息态脑网络与脑电信号 ISO 的直接联系(Grooms et al., 2017)。更多的研究发现，在静息状态、麻醉状态、睡眠状态以及完成认知活动的过程中，具有功能联系的脑区之间形成若干个相互独立的、稳定的脑网络(Shine et al., 2016; Watson, 2018)，这暗示了 ISO 具有特定的功能分布并执行特定的心理功能。近几年，对 ISO 的生理机制和心理机制的研究正逐步展开；ISO 作为一种重要的大脑节律，其对心理学研究的重要性正日益凸显。

首先，ISO 是一种普遍存在的生理活动。ISO 不仅存在于静息状态、任务状态、睡眠状态和麻醉状态的脑电活动中，而且发生于大脑皮层和广泛的非皮层区域如丘脑、海马、基底神经节、蓝斑、背侧中缝核、橄榄核等(Dash, Ajayi, Folsom, Gold, & Korol, 2018; Hughes, Lőrincz, Parri, & Crunelli, 2011)。在慢波睡眠阶段除了脑电活动，皮肤电活动的 ISO 功率也显著增强(Onton, Kang, & Coleman, 2016)。视网膜中也存在 ISO 并且能传递到外侧膝状体；同时，相同的振荡模式也发现于皮层下视觉系统中，比如负责收缩瞳孔的橄榄顶盖前核和参与调节生物钟的下丘脑视交叉上核(Chrobok, Palus-Chramiec, Jeczmien-Lazur, Blasiak, & Lewandowski, 2018)。这些证据表明，从感知觉到运动到觉醒以及高级认知所涉及的脑活动均存在 ISO。

其次，ISO 与更高频率的神经活动有密切的联系。几乎所有高频神经振荡都受到 ISO 的调节，而 delta 频段(0.5-4 Hz)和 sigma 频段(10-20 Hz)受 0.02 Hz 左右 ISO 的调节最强烈；这两个频段恰好是非快速眼动睡眠的两个主要成分，暗示非快速眼动睡眠受 ISO 的调节(Lecci et al., 2017; Mitra et al., 2018; Watson, 2018)。ISO 对高频神经振荡的调节主要通过跨频率相位-波幅耦合来实现，即高频振荡在 ISO 的特定相位上振荡增强，而在另外的相位上振荡减弱(Buzsáki & Wang, 2012)。跨频率耦合反映了神经节律的嵌套性特征，表明 ISO 是高频神经振荡和昼夜节律中间的重要一环。

再次，ISO 有不同于高频神经活动的独特的活动模式。早期观点认为，BOLD 信号是对高频神经活动的低通滤波，因而 ISO 被认为是快速的局部神经活动的总和(Breakspear, 2017)。但这种观点跟 BOLD 信号与 gamma 频段的局部场电位直接相关的证据不符，也没有得到仿真研究的支持(Honey et al., 2009)。近年来的研究倾向于认为 ISO 是一种独特的神经生理活动(Breakspear, 2017)。李景峰等人(Li, Bentley, Snyder, Raichle, & Snyder, 2015)发现脑区之间功能连接的频段特征不能用局部神经活动在脑区间的传递来解释，而是反映了节律性或振荡性活动在脑区间的传播，即功能连接本身具有振荡特性。Keinänen 等人(Keinänen et al., 2018)则发现头皮电位的 ISO 与 BOLD 信号之间的相关强度随时间发生变化，这种动态变化依赖于静息态脑网络的连接强度而非平均信号水平或活动强度，进一步支持了 ISO 支配脑区间信息交流的本质。Mitra 等人(Mitra et al., 2018)的研究进一步发现了新皮层中 ISO 与 delta 波呈相反方向传播的证据。因而，ISO 具有不同于高频神经振荡的独特的发生机制和活动规律。

上述研究表明，ISO 作为一种重要的大脑节律，既具有独立的发生机制，又有效连接起极低频的昼夜节律和高频的神经振荡。普遍性、嵌套性和独立性等特点使 ISO 成为联系行为、心理和脑活动的重要媒介。ISO 必将成为研究心理活动的脑机制的新窗口。

2 ISO 的生理发生源

当前对 ISO 的生理发生源已经有较多的研究。汇聚的证据表明，ISO 可能不是源于神经活动，而是由细胞内和细胞外离子浓度的动态变化产生的，并主要作用于胶质细胞。

2.1 丘脑发生源

早期的观点认为，ISO 起源于丘脑并通过丘脑皮层回路作用于整个大脑皮层。在丘脑的驱动机制方面，首先，在麻醉动物的丘脑以及丘脑切片中记录到的细胞内电位、动作电位和局部场电位均表现出 ISO (Lőrincz, Geall, Bao, Crunelli, & Hughes, 2009)。其次，动物自然睡眠过程中的 sigma 波和纺锤波均受到丘脑 ISO 的调节；对丘脑进行局部加热仅仅改变了加热的区域的纺锤波，因而 ISO 对纺锤波的调节依赖丘脑网络(Csernai et al., 2019; Lecci et al., 2017)。再次，光遗传方法在麻醉动物的丘脑中诱发纺锤波的能力以 ISO 的形式波动(Barthó et al., 2014)。最后，在自由活动的猫的丘脑中记录到的 ISO 直接调节 9-13 Hz 振荡的幅度 (Lőrincz et al., 2009)。这些证据表明，在清醒、睡眠和麻醉状态下丘脑均是 ISO 发生的关键。然而，神经元之间的超极化有几秒钟而非几毫秒的延迟，与神经元之间信息交流的时间尺度不同；并且超极化与下行而非上行的局部场电位相关，这暗示了 ISO 不是由丘脑神经元驱动的(Watson, 2018)。

2.2 胶质细胞发生源

另一种观点认为，ISO 起源于胶质细胞的活动。早期的研究通过脑切片观察发现，丘脑胶质细胞的钙离子活动在 0.01 Hz 左右波动，并进一步通过三磷酸腺苷的释放来调节神经元活动(Lőrincz et al., 2009)。随后的活体检测发现海马中的胶质细胞也在分钟的尺度上波动，并影响随后的局部场电位的幅度(Kuga, Sasaki, Takahara, Matsuki, & Ikegaya, 2011)。在自然睡眠过程中，局部场电位的功率谱扰乱时也是皮层胶质细胞活动增强的时刻；反过来，激活星形胶质细胞也会改变 delta 振荡的幅度(Poskanzer & Yuste, 2016)。综合起来看，无论是自发的还是诱发的星形胶质细胞活动都会改变局部场电位。虽然海马和皮层也存在胶质细胞的 ISO，但丘脑中胶质细胞的 ISO 具有独立性且能通过不同的核团与皮层连接，驱动皮层活动(Halassa et al., 2014)。这些证据表明丘脑的星形胶质细胞可能是 ISO 的主要驱动者。ISO 可能反映了自丘脑到皮层的自下而上的振荡调控，使得皮层兴奋性在离线(offline)和在线(online)状态之间转换(Lecci et al., 2017)。

2.3 离子发生源

最近的研究在分子层面上揭示了各种大分子和小分子活动对 ISO 的调节作用。Zylbertal 等人(Zylbertal, Yarom, & Wagner, 2017)发现老鼠副嗅球的僧帽细胞中的 ISO 同步活动源自细胞内 Na+的动态活动和网络连接的相互作用。缓慢的细胞内 Na+动态活动赋予僧帽细胞微弱的发放倾向，这种倾向被细胞间的化学突触和电突触进一步强化。Krishnan 等人(Krishnan, González, & Bazhenov, 2018)在模拟清醒静息状态下的脑网络模型中观察到细胞外 K^+浓度、Na^+/K^+泵活动、神经元发放率及局部场电位均存在 ISO；保持 K^+浓度恒定则 ISO 不再发生。ISO 的波幅和峰值频率受 Na^+/K^+泵、氨甲基磷酸/伽马氨基丁酸、突触电流和胶质细胞特性的调节。离子浓度的动态变化调节胶质细胞和神经元的活动，进一步形成大范围脑活动的 ISO(Krishnan et al., 2018)。此外，多巴胺、腺苷酸 A1 受体、细胞内钙离子等分子活动均能调节胶质细胞和神经元的 ISO (Chan, Mohajerani, LeDue, Wang, & Murphy, 2015; He et al., 2018; Kobayashi, Shimada, Fujiwara, & Ikeguchi, 2017)。更多的研究发现激素、新陈代谢、皮层下的蓝斑、中缝核等神经调节枢纽的活动及神经血氧耦合等因素均可能对 ISO 产生影响 (Chan et al., 2015; Rodin, Constantino, & Bigelow, 2014)。

迄今为止，尚没有研究证明 ISO 具有单一的生理发生源。这种独特的振荡现象可能是多个系统共同作用的结果，因而其对认知活动的影响可能是复杂而多样的。

3 ISO 的心理意义

当前一种广为接受的观点是，神经振荡是大脑工作的基本方式，也是认知活动的基础(Başar, Başar-Eroglu, Karakaş, & Schürmann, 2001; Buzsáki, 2006)。Theta、alpha、gamma 等频段神经振荡的心理功能已较为明确，如 theta 频段的注意振荡、alpha 频段的认知控制等(Fiebelkorn & Kastner, 2019; Sadaghiani & Kleinschmidt, 2016)，但 ISO 的心理功能还远不清楚。下面分别从频率、波幅和相位的角度介绍 ISO 的心理功能的研究。

3.1 ISO 的频率与心理活动的关系

像高频神经振荡一样，亚慢波也可以细分为多个子频段。电生理研究发现，ISO 至少可以分为 zeta (周期 2-12 秒)、tau (周期 12-60 秒)和 epsilon (周期大于 60 秒)三个频段(Vanhatalo et al., 2004)以及非周期性的 omega 电位(Filippov, Gladyshev, & Williams, 2002)。基于 BOLD 信号的研究虽然没有统一的分频标准，但功能连接(Wang et al., 2018)、局部一致性(Song, Zhang, & Liu, 2014)、低频振幅(Zuo et al., 2010)等多个指标均表现出细分频段的不同特征。不同频段的局部活动和脑区间信息交流的模式各不相同，这些不同的大脑活动模式必然对心理功能产生影响，但当前将特定频段的 ISO 跟心理功能联系起来的研究还较少。有研究发现大脑的小世界属性（高聚类系数和低特征路径长度）在 0.03-0.06 Hz 最强，而重度抑郁患者小世界属性的异常也主要发生在该频段(Achard, Salvador, Whitcher, Suckling, & Bullmore, 2006; Luo et al., 2015)。刺激呈现前 13-20 秒的前扣带回膝部的 BOLD 信号在 0.01-0.027 Hz 的振荡能预测知觉阈限附近的面孔能否被有意识地知觉到(Northoff, 2017)。张航等人研究发现，基底神经节的超低频(0-0.01 Hz)振荡幅度能够区分真反馈和假反馈，并且与被试的行为反应相关(Zhang, Zhang, & Zang, 2015)。这些研究表明，不同子频段的 ISO 与不同的脑功能活动相关，但尚缺乏系统的研究表明不同频段跟不同认知功能的关系。

3.2 ISO 的波幅与心理活动的关系

ISO 的波幅通常采用低频振幅(amplitude of low-frequency fluctuation, ALFF)或脑信号变异性(brain signal variability, BSV)来衡量。我们的研究发现 ALFF 与 BSV 反映了相同的大脑活动模式(Wang et al., 2018)。基于频率标记(frequency tagging)实验范式，我们发现任务频率的 ISO 波幅升高，低于任务频率的 ISO 波幅下降，而高于任务频率的 ISO 波幅不受影响；低频波幅的抑制受到血液动力学响应的影响，因此其反映的可能是对血氧活动而非神经活动的抑制(Wang et al., 2015; Wang et al., 2014)。Garrett 课题组的研究表明认知活动的效率越高 BSV 越强；相对于 BOLD 信号的均值，BSV 能更好地预测认知活动的效率及大脑的老化(Grady & Garrett, 2018; Guitart-Masip et al., 2016)。一般来讲，越高的 BSV 代表越稳定的信息加工能力、越强的编码能力、越强的适应能力(Grady & Garrett, 2018)。此外，脑电研究表明，当被试完

成反应时任务时 ISO 的功率(波幅的平方)比静息状态降低约 20% (Helps et al., 2010)。源定位分析发现 ISO 功率的降低主要发生在默认网络(Broyd, Helps, & Sonugabarke, 2011)。虽然默认网络在任务状态下去激活已成为共识，但 ISO 受到任务的抑制尚未被广泛报道，上述研究确立了默认网络的 ISO 波幅与认知活动的直接关系。总之，ISO 的波幅受各种认知活动的调节，但并未与特定的认知活动建立一一对应的关系，因而 ISO 的波幅反映的是一般的认知活动效率。

3.3 ISO 的相位与心理活动的关系

神经振荡的相位同步是脑区间信息交流的重要机制(Maris, Fries, & van Ede, 2016)。Omidvarnia 等人采用动态相位同步的方法检测到静息态下脑区间连接强度的动态变化峰值在 0.002-0.02 Hz，表明相位同步的动态变化在极低的频率上有规律地振荡(Omidvarnia et al., 2016)，这种变化反映了不同功能模块不断形成和解离(Ponce-Alvarez et al., 2015)，从而造就了动态变化的大脑状态(Das, Li, Palaniyappan, & Li, 2018)。亚慢频段通过相位锁定的脑区构成一种认知活动的网络框架，相位相反的区域可能产生拮抗作用(Wang et al., 2018)。比如，亚慢频段任务正网络和任务负网络的拮抗程度与埃森克侧翼任务的行为反应具有相关性(Kelly, Uddin, Biswal, Castellanos, & Milham, 2008)。广泛分布的脑网络为脑区间的信息交流提供了基本的骨架，而 ISO 为脑区间信息流的动态耦合提供了时间框架，二者共同决定着认知活动的效率。

另一方面，ISO 的不同相位携带着不同的信息，包含不同的脑网络计算策略(Watson, 2018)。有研究表明，认知活动与静息状态的 BOLD 信号并非线性叠加的关系，而是存在负交互作用(He, 2013)**错误!未定义书签。**，这种交互作用受认知活动起始时 BOLD 相位的影响(Huang et al., 2017)。ISO 的相位包含不同水平的即时兴奋性。当皮层兴奋性降低时，对刺激的响应也降低；反之亦然。换言之，皮层自发活动的相位调节对刺激或任务加工的效率，从而产生不同水平的激活和行为反应(Huang et al., 2017)。基于功能磁共振的研究发现面孔加工核心脑区的功能连接在 ISO 的上升支和下降支增强(Wang et al., 2019; Wang, Liu, Jing, Long, & Chen, 2016)。一项 EEG 研究发现脑电 ISO 的上升支和下降支调节对微弱信号的击中率和漏报率(Monto, Palva, Voipio, & Palva, 2008)。此外，ISO 通过相位调节 delta 波和纺锤波从而对睡眠中的学习和记忆的巩固起到重要作用(Watson, 2018)。最近的研究进一步证明全局信号的不同相位对应着不同的脑网络连接模式，形成不同的大脑状态(Gutierrez-Barragan, Basson, Panzeri, & Gozzi, 2019)。因此，ISO 的不同相位可能对应不同的脑区间信息交流模式，并进一步影响认知活动的效率。

总之，ISO 的不同相位对应着不同的脑区之间同步活动的模式，尤其是其上升支和下降支包含着与认知活动的效率密切相关的脑连接模式。ISO 在时间上的延展使得大脑在不同状态之间动态变化，成为脑网络适应性演化的背景。

4 总结与展望

当前关于 ISO 的研究已经取得丰硕的成果，但对 ISO 的心理意义尚缺乏系统的研究。ISO 普遍存在于从神经电位的发放到行为操作的多个层面上，从清醒到睡眠到疾病的多种状态下，这种普遍性表明 ISO 是一种恒定的时间框架，必然具有特殊的生理和心理意义(Lecci et al., 2017)。

首先，ISO 的发生是多源的。一方面，局部活动和脑区间的功能连接等不同的脑活动有不同的频率特征表明不同的活动有独立 ISO 模式。另一方面，无论是丘脑的胶质细胞占主导还是存在皮层自发的 ISO，无论是离子的动态变化还是脑网络的耦合均不存在排他性的证据表明 ISO 具有单一发生源。迄今为止，ISO 是否具有单一的发生源还无定论，其生理发生机制还需进一步研究。ISO 的多源性导致对其心理意义的研究需要考虑多个系统的复杂相互作用，也是当前 ISO 的心理机制研究难以深入的重要原因。

其次，ISO 的频率、波幅和相位研究均表明 ISO 调节一般认知活动的效率而非与特定的认知活动相关。不同的时空尺度必然承载了不同的心理活动。ISO 极低的周期性使之不可能与短暂（几十到几百毫秒）的认知活动直接相关，直流脑电和功能磁共振的研究所揭示的 ISO 的心理机制必然与传统电生理研究所涉及的心理活动有所区别。ISO 反映了对皮层总体兴奋性的缓慢的周期性调节(Das et al., 2018)，并通过对神经元兴奋性的改变而调节大脑对刺激的反应(Dash et al., 2018)，这既提供了大脑对内外环境的敏感性变化的时间尺度，也提供了认知活动效率波动的背景。换言之，ISO 对认知活动的影响是全局性的。

再次，ISO 可能与复杂的思维活动甚至意识的发生有关。不同的脑网络模式对应着不同的思维方式(Finn et al., 2015)，ISO 与大尺度脑网络的紧密关联意味着它能在复杂思维过程中发挥重要作用。比如，心境的改变发生在分钟的尺度上(Hari & Parkkonen, 2015)。有研究表明，自发脑活动的 ISO 与行为和认知的灵活性有关，并能协调不同时空尺度的脑活动，甚至可能是意识的发生的必要条件(Armbruster-Genç, Ueltzhöffer, & Fiebach, 2016; He & Raichle, 2009; Northoff, 2017)。因此，意识的发生、复杂思维活动、心境障碍均可能受 ISO 调节。

最后，ISO 的生理机制和心理机制的联系尚不清楚。一方面，ISO 的生理发生机制涉及到从分子到细胞到组织再到系统的不同层面，考察这些生理活动与心理活动的关系是一项繁

杂而艰巨的工作；另一方面，不同指标（如局部活动、网络连接、网络拓扑属性等）所揭示的脑活动的 ISO 有不同的频率特征，这些不同的频率模式尚未跟具体的心理活动联系起来。另外，目前的研究仅考察了少数几种心理活动与 ISO 的关系，特别是缺乏高级思维活动的研究，对 ISO 生理与心理机制的研究需要心理学家、生理学家、神经科学家等多学科的通力合作。可以预见，ISO 的生理与心理机制研究必将成为脑科学研究新的前沿领域。

参考文献

Achard, S., Salvador, R., Whitcher, B., Suckling, J., & Bullmore, E. (2006). A resilient, low-frequency, small-world human brain functional network with highly connected association cortical hubs. *The Journal of Neuroscience, 26*(1), 63-72.

Aladjalova, N. (1957). Infra-slow rhythmic oscillations of the steady potential of the cerebral cortex. *Nature, 179*, 957-959.

Armbruster-Genç, D. J. N., Ueltzhöffer, K., & Fiebach, C. J. (2016). Brain Signal Variability Differentially Affects Cognitive Flexibility and Cognitive Stability. *The Journal of Neuroscience, 36*(14), 3978-3987.

Barthó, P., Slézia, A., Mátyás, F., Faradzszade, L., Ulbert, I., Harris, K. D., & Acsády, L. (2014). Ongoing network state controls the length of sleep spindles via inhibitory activity. *Neuron, 82*(6), 1367-1379.

Başar, E., Başar-Eroglu, C., Karakaş, S., & Schürmann, M. (2001). Gamma, alpha, delta, and theta oscillations govern cognitive processes. *International Journal of Psychophysiology, 39*(2–3), 241–248.

Biswal, B., Zerrin Yetkin, F., Haughton, V. M., & Hyde, J. S. (1995). Functional connectivity in the motor cortex of resting human brain using echo-planar mri. *Magnetic Resonance in Medicine, 34*(4), 537-541.

Breakspear, M. (2017). Dynamic models of large-scale brain activity. *Nature Neuroscience, 20*(3), 340-352.

Broyd, S. J., Helps, S. K., & Sonugabarke, E. J. S. (2011). Attention-Induced Deactivations in Very Low Frequency EEG Oscillations: Differential Localisation According to ADHD Symptom Status. *Plos One, 6*(3), e17325.

Buzsáki, G. (2006). *Rhythms of the brain*: Oxford University Press.

Buzsáki, G., & Wang, X.-J. (2012). Mechanisms of gamma oscillations. *Annual Review of Neuroscience, 35*, 203-225.

Chan, A. W., Mohajerani, M. H., LeDue, J. M., Wang, Y. T., & Murphy, T. H. (2015). Mesoscale infraslow spontaneous membrane potential fluctuations recapitulate high-frequency activity cortical motifs. *Nature Communications, 6*, 7738.

Chrobok, L., Palus-Chramiec, K., Jeczmien-Lazur, J. S., Blasiak, T., & Lewandowski, M. H. (2018). Gamma and

infra-slow oscillations shape neuronal firing in the rat subcortical visual system. *Journal of Physiology, 596*(11), 2229-2250.

Csernai, M., Borbély, S., Kocsis, K., Burka, D., Fekete, Z., Balogh, V., . . . Barthó, P. (2019). Dynamics of sleep oscillations is coupled to brain temperature on multiple scales. *The Journal of Physiology, 597*(15), 4069-4086.

Das, T., Li, M., Palaniyappan, L., & Li, T. (2018). Dorsolateral prefrontal cortex in Drug-naive first-episode schizophrenia: dynamic phase coherence of infraslow oscillations. *Schizophrenia Bulletin, 44*, S82.

Dash, M. B., Ajayi, S., Folsom, L., Gold, P. E., & Korol, D. L. (2018). Spontaneous Infraslow Fluctuations Modulate Hippocampal EPSP-PS Coupling. *eNeuro, 5*(1), e0403-0417.2017.

Fiebelkorn, I. C., & Kastner, S. (2019). A rhythmic theory of attention. *Trends in Cognitive Sciences, 23*(2), 87-101.

Filippov, I. V., Gladyshev, A. V., & Williams, W. C. (2002). Role of infraslow (0–0.5 Hz) potential oscillations in the regulation of brain stress response by the locus coeruleus system. *Neurocomputing, 44*, 795-798.

Finn, E. S., Shen, X., Scheinost, D., Rosenberg, M. D., Huang, J., Chun, M. M., . . . Constable, R. T. (2015). Functional connectome fingerprinting: Identifying individuals based on patterns of brain connectivity. *Nature Neuroscience, 18*(11), 1664-1671.

Grady, C. L., & Garrett, D. D. (2018). Brain signal variability is modulated as a function of internal and external demand in younger and older adults. *NeuroImage, 169*, 510-523.

Grooms, J. K., Thompson, G. J., Pan, W.-J., Billings, J., Schumacher, E. H., Epstein, C. M., & Keilholz, S. D. (2017). Infraslow electroencephalographic and dynamic resting state network activity. *Brain connectivity, 7*(5), 265-280.

Guitart-Masip, M., Salami, A., Garrett, D., Rieckmann, A., Lindenberger, U., & Bäckman, L. (2016). BOLD variability is related to dopaminergic neurotransmission and cognitive aging. *Cerebral Cortex, 26*(5), 2074-2083.

Gutierrez-Barragan, D., Basson, M. A., Panzeri, S., & Gozzi, A. (2019). Infraslow State Fluctuations Govern Spontaneous fMRI Network Dynamics. *Current Biology, 29*(14), 2295-2306. doi: https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.06.017

Halassa, M. M., Chen, Z., Wimmer, R. D., Brunetti, P. M., Zhao, S., Zikopoulos, B., . . . Wilson, M. A. (2014). State-dependent architecture of thalamic reticular subnetworks. *Cell, 158*(4), 808-821.

Hari, R., & Parkkonen, L. (2015). The brain timewise: how timing shapes and supports brain function. *Phil. Trans. R. Soc. B, 370*(1668), 20140170.

He, B. J. (2013). Spontaneous and task-evoked brain activity negatively interact. *The Journal of Neuroscience, 33*(11), 4672-4682.

He, B. J., & Raichle, M. E. (2009). The fMRI signal, slow cortical potential and consciousness. *Trends in Cognitive Sciences, 13*(7), 302-309.

He, Y., Wang, M., Chen, X., Pohmann, R., Polimeni, J. R., Scheffler, K., . . . Yu, X. (2018). Ultra-Slow Single-Vessel BOLD and CBV-Based fMRI Spatiotemporal Dynamics and Their Correlation with Neuronal Intracellular Calcium Signals. *Neuron, 97*(4), 925-939.

Helps, S. K., Broyd, S. J., James, C. J., Karl, A., Chen, W., & Sonugabarke, E. J. (2010). Altered spontaneous low frequency brain activity in attention deficit/hyperactivity disorder. *Brain Research, 1322*(4), 134-143.

Huang, Z., Zhang, J., Longtin, A., Dumont, G., Duncan, N. W., Pokorny, J., . . . Weng, X. (2017). Is there a nonadditive interaction between spontaneous and evoked activity? Phase-dependence and its relation to the temporal structure of scale-free brain activity. *Cerebral Cortex, 27*(2), 1037-1059.

Hughes, S. W., Lőrincz, M. L., Parri, H. R., & Crunelli, V. (2011). Infra-slow (< 0.1 Hz) oscillations in thalamic relay nuclei: basic mechanisms and significance to health and disease states. *Progress in Brain Research, 193*, 145-162.

Keinänen, T., Rytky, S., Korhonen, V., Huotari, N., Nikkinen, J., Tervonen, O., . . . Kiviniemi, V. (2018). Fluctuations of the EEG‐fMRI correlation reflect intrinsic strength of functional connectivity in default mode network. *Journal of Neuroscience Research*, DOI: 10.1002/jnr.24257.

Kelly, A. C., Uddin, L. Q., Biswal, B. B., Castellanos, F. X., & Milham, M. P. (2008). Competition between functional brain networks mediates behavioral variability. *NeuroImage, 39*(1), 527-537.

Kobayashi, T., Shimada, Y., Fujiwara, K., & Ikeguchi, T. (2017). Reproducing Infra-Slow Oscillations with Dopaminergic Modulation. *Scientific Reports, 7*, 2411.

Krishnan, G. P., González, O. C., & Bazhenov, M. (2018). Origin of slow spontaneous resting-state neuronal fluctuations in brain networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 115*(26), 6858-6863.

Kuga, N., Sasaki, T., Takahara, Y., Matsuki, N., & Ikegaya, Y. (2011). Large-Scale Calcium Waves Traveling through Astrocytic Networks In Vivo. *Journal of Neuroscience, 31*(7), 2607-2614.

Lecci, S., Fernandez, L. M., Weber, F. D., Cardis, R., Chatton, J.-Y., Born, J., & Lüthi, A. (2017). Coordinated infraslow neural and cardiac oscillations mark fragility and offline periods in mammalian sleep. *Science Advances, 3*(2), e1602026.

Li, J. M., Bentley, W. J., Snyder, A. Z., Raichle, M. E., & Snyder, L. H. (2015). Functional connectivity arises from a

slow rhythmic mechanism. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 112*(19), 2527-2535. doi: 10.1073/pnas.1419837112

Lőrincz, M. L., Geall, F., Bao, Y., Crunelli, V., & Hughes, S. W. (2009). ATP-dependent infra-slow (< 0.1 Hz) oscillations in thalamic networks. *PLoS ONE, 4*(2), e4447.

Luo, Q., Deng, Z., Qin, J., Wei, D., Cun, L., Qiu, J., . . . Xie, P. (2015). Frequency dependant topological alterations of intrinsic functional connectome in major depressive disorder. *Scientific Reports, 5*, 9710.

Maris, E., Fries, P., & van Ede, F. (2016). Diverse Phase Relations among Neuronal Rhythms and Their Potential Function. *Trends in Neurosciences, 39*(2), 86-99.

Mitra, A., Kraft, A., Wright, P., Acland, B., Snyder, A. Z., Rosenthal, Z., . . . Raichle, M. E. (2018). Spontaneous Infra-slow Brain Activity Has Unique Spatiotemporal Dynamics and Laminar Structure. *Neuron, 98*(2), 297-305.

Monto, S., Palva, S., Voipio, J., & Palva, J. M. (2008). Very slow EEG fluctuations predict the dynamics of stimulus detection and oscillation amplitudes in humans. *The Journal of Neuroscience, 28*(33), 8268-8272.

Northoff, G. (2017). "Paradox of slow frequencies" - Are slow frequencies in upper cortical layers a neural predisposition of the level/state of consciousness (NPC)? *Consciousness & Cognition, 54*, 20-35. doi: 10.1016/j.concog.2017.03.006

Omidvarnia, A., Pedersen, M., Walz, J. M., Vaughan, D. N., Abbott, D. F., & Jackson, G. D. (2016). Dynamic regional phase synchrony (DRePS): An instantaneous measure of local fMRI connectivity within spatially clustered brain areas. *Human Brain Mapping, 37*(5), 1970–1985.

Onton, J. A., Kang, D. Y., & Coleman, T. P. (2016). Visualization of Whole-Night Sleep EEG From 2-Channel Mobile Recording Device Reveals Distinct Deep Sleep Stages with Differential Electrodermal Activity. *Frontiers in Human Neuroscience, 10*.

Ponce-Alvarez, A., Deco, G., Hagmann, P., Romani, G. L., Mantini, D., & Corbetta, M. (2015). Resting-state temporal synchronization networks emerge from connectivity topology and heterogeneity. *PLoS Computational Biology, 11*(2), e1004100.

Poskanzer, K. E., & Yuste, R. (2016). Astrocytes regulate cortical state switching in vivo. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 113*(19), E2675-E2684.

Rodin, E., Constantino, T., & Bigelow, J. (2014). Interictal infraslow activity in patients with epilepsy. *Clinical Neurophysiology, 125*(5), 919-929.

Sadaghiani, S., & Kleinschmidt, A. (2016). Brain Networks and α-Oscillations: Structural and Functional Foundations of Cognitive Control. *Trends in Cognitive Sciences, 20*(11), 805-817.

Shine, J. M., Bissett, P. G., Bell, P. T., Koyejo, O., Balsters, J. H., Gorgolewski, K. J., . . . Poldrack, R. A. (2016). The Dynamics of Functional Brain Networks: Integrated Network States during Cognitive Task Performance. *Neuron, 92*, 544-554. doi: 10.1016/j.neuron.2016.09.018

Song, X., Zhang, Y., & Liu, Y. (2014). Frequency specificity of regional homogeneity in the resting-state human brain. *PLoS ONE, 9*(1), e86818.

Vanhatalo, S., Palva, J. M., Holmes, M., Miller, J., Voipio, J., & Kaila, K. (2004). Infraslow oscillations modulate excitability and interictal epileptic activity in the human cortex during sleep. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 101*(14), 5053-5057.

Wang, Y.-F., Dai, G.-S., Liu, F., Long, Z.-L., Yan, J. H., & Chen, H.-F. (2015). Steady-state BOLD response to higher-order cognition modulates low frequency neural oscillations. *Journal of Cognitive Neuroscience, 27*(12), 2406-2415.

Wang, Y.-F., Liu, F., Long, Z.-L., Duan, X.-J., Cui, Q., Yan, J. H., & Chen, H.-F. (2014). Steady-state BOLD response modulates low frequency neural oscillations. *Scientific Reports, 4*, 7376.

Wang, Y., Chen, W., Ye, L., Biswal, B. B., Yang, X., Zou, Q., . . . Chen, H. (2018). Multiscale energy reallocation during low-frequency steady-state brain response. *Human Brain Mapping, 39*, 2121-2132.

Wang, Y., Huang, X., Yang, X., Yang, Q., Wang, X., Northoff, G., . . . Chen, H. (2019). Low Frequency Phase-locking of Brain Signals Contribute to Efficient Face Recognition. *Neuroscience*. doi: https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.10.024

Wang, Y., Liu, F., Jing, X., Long, Z., & Chen, H. (2016). Phase-Dependent Alteration of Functional Connectivity Density During Face Recognition in the Infra-slow Frequency Range. In R. Wang & X. Pan (Eds.), *Advances in Cognitive Neurodynamics (V)* (Vol. 5, pp. 305-310). Singapore: Springer Singapore.

Wang, Y., Zhu, L., Zou, Q., Cui, Q., Liao, W., Duan, X., . . . Chen, H. (2018). Frequency dependent hub role of the dorsal and ventral right anterior insula. *Neuroimage, 165*, 112-117.

Watson, B. O. (2018). Cognitive and Physiologic Impacts of the Infraslow Oscillation. *Frontiers in Systems Neuroscience, 12*.

Zhang, H., Zhang, L., & Zang, Y. (2015). Fluctuation amplitude and local synchronization of brain activity in the ultra-low frequency band: an fMRI investigation of continuous feedback of finger force. *Brain Research, 1629*, 104-112.

Zuo, X.-N., Di Martino, A., Kelly, C., Shehzad, Z. E., Gee, D. G., Klein, D. F., . . . Milham, M. P. (2010). The oscillating brain: complex and reliable. *NeuroImage, 49*(2), 1432-1445.

Zylbertal, A., Yarom, Y., & Wagner, S. (2017). Synchronous infra-slow bursting in the mouse accessory olfactory bulb emerge from interplay between intrinsic neuronal dynamics and network connectivity. *Journal of Neuroscience, 37*(10), 2656-2672.